中国生态农业学报 2017 年 6 月 第 25 卷 第 6 期
Chinese Journal of Eco-Agriculture, Jun. 2017, 25(6): 893−902

DOI: 10.13930/j.cnki.cjea.161092

杨才琼, 胡宝予, 吴海军, 秦雯婷, 张潇文, 刘卫国, 杨文钰, 刘江. 黑豆种质苗期耐荫性评价及其根系对弱光胁迫的响应[J]. 中国生态农业学报, 2017, 25(6): 893−902

Yang C Q, Hu B Y, Wu H J, Qin W T, Zhang X W, Liu W G, Yang W Y, Liu J. Evaluation for shade tolerance of black soybean germplasms and their root structure response to shade stress at seedling stage[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2017, 25(6): 893−902

黑豆种质苗期耐荫性评价及其根系对弱光胁迫的响应*

杨才琼, 胡宝予, 吴海军, 秦雯婷, 张潇文, 刘卫国, 杨文钰**, 刘 江**

(农业部西南作物生理生态与耕作重点实验室/四川农业大学生态农业研究所/四川省作物带状复合种植工程技术研究中心 成都 611130)

摘 要: 玉米-大豆复合种植是西南地区重要的生态种植模式之一, 而目前耐荫型专用黑豆种质十分匮乏, 黑豆的耐荫机理也尚不清楚, 这严重影响了该模式的进一步推广。本研究旨在建立黑豆苗期耐荫性评价数学模型, 筛选出能够判断黑豆耐荫性的有效指标, 并探讨不同耐荫型黑豆根系对弱光胁迫的响应差异, 为耐荫型黑豆种质的选育及耐荫机理的阐释奠定基础。试验以23个黑豆种质为研究材料, 采用盆栽试验方法, 设置自然光和遮荫2个处理。在黑豆植株V3期测定株高、茎粗、下胚轴长度、叶片干重、茎干重、主茎节数、总根长、根表面积、总根体积等形态指标和光合参数、叶绿素荧光参数等生理指标。采用多元统计方法建立黑豆苗期耐荫性评价模型, 并根据评价结果, 关联分析不同耐荫型黑豆根系对弱光胁迫的响应差异。通过逐步回归分析建立了黑豆苗期耐荫性评价数学模型; 并通过该模型, 筛选出蒸腾速率、株高、叶干重、最大荧光强度和初始荧光强度等5个鉴定指标。在荫蔽条件下测定苗期黑豆的上述5个指标可实现对黑豆苗期耐荫性的综合评价。同时, 对23份黑豆种质的耐荫性综合评价值 *D* 进行了聚类分析, 结果表明, 黑豆种质可划分为耐荫型、中度耐荫型和荫蔽敏感型3类。不同耐荫型黑豆种质的根系结构对弱光胁迫的响应程度不同, 黑豆的总根长、根表面积、总根体积、根干重等根系强度指标均表现为耐荫型>中度耐荫型>荫蔽敏感型。这表明耐荫潜力大的黑豆根系更发达。

关键词: 黑豆; 苗期; 耐荫性; 多元统计分析; 根系结构
中图分类号: S529 **文献标识码:** A **文章编号:** 1671-3990(2017)06-0893-10

Evaluation for shade tolerance of black soybean germplasms and their root structure response to shade stress at seedling stage*

YANG Caiqiong, HU Baoyu, WU Haijun, QIN Wenting, ZHANG Xiaowen, LIU Weiguo, YANG Wenyu**, LIU Jiang**

(Key Laboratory of Crop Ecophysiology and Farming System in Southwest, Ministry of Agriculture / Institute of Ecological Agriculture, Sichuan Agricultural University / Sichuan Engineering Research Center for Strip Crop Intercropping System, Chengdu 611130, China)

Abstract: Maize-soybean relay strip intercropping systems is an important planting mode in Southwest China. However,

* 国家自然科学基金项目(31301277, 31401329)和中国博士后科学基金面上项目(2014M560724)资助
** 通讯作者: 刘江, 主要从事植物次生代谢与化学生态学研究, E-mail: jiangliu@sicau.edu.cn; 杨文钰, 主要从事作物栽培学与耕作学研究, E-mail: mssiyangwy@sicau.edu.cn
杨才琼, 主要从事植物次生代谢研究。E-mail: 18380444085@163.com
收稿日期: 2016-12-02 接受日期: 2017-03-09
* This study was supported by the National Natural Science Foundation of China (31301277, 31401329) and the China Postdoctoral Science Foundation (2014M560724).
** Corresponding author, LIU Jiang, E-mail: jiangliu@sicau.edu.cn; YANG Wenyu, E-mail: mssiyangwy@sicau.edu.cn
Received Dec. 2, 2016; accepted Mar. 9, 2017

shade-tolerant germplasms of black soybean are scarce and the mechanism of shade tolerance of black soybean is still unclear, which significantly affects further promotion of the mode. The objective of this study was to establish a mathematical model to evaluate shade-tolerance ability of black soybean seedlings, screen shade-tolerance appraisal indicators and discuss the diverse responses of the root structures of different black soybean germplasms seedlings to shade stress. The study was also intended to lay the foundation for breeding varieties and for explaining the mechanism of shade tolerance of black soybean. Thus in the study, shade tolerance of 23 black soybean germplasms were evaluated in a pot culture experiment with normal light and shade treatments. The morphological characteristics (plant height, stem diameter, hypocotyl length, leaf dry weight, stem dry weight, main stem count, total root length, root surface area, total root volume, etc.) and physiological parameters were measured at the 3rd trifoliolate leaf stage (V3). An evaluation mathematical model was established using multivariate statistical analysis. Additionally, based on the evaluation results, correlation analysis was conducted to determine differential responses of roots to shade stress. The 23 black soybean germplasms were divided into three groups, including tolerant, moderately tolerant and sensitive germplasms. A total of 5 evaluation indexes closely related to shade tolerance were screened out. The study showed that the response of root structure to shade stress varied with shade-tolerance ability of black soybean germplasms. Root parameters such as total root length, root surface area, total root volume and root dry weight all had a similar order, which was shade tolerant germplasms > moderate shade tolerant germplasms > sensitive germplasms. The results indicated that shade tolerant germplasms of black soybean had a stronger root system.

Keywords: Black soybean; Seedling stage; Shade tolerance; Multivariable statistics; Root structure

黑豆为豆科植物大豆[*Glycine max* (L.) Merrill]的黑色种皮栽培种，是我国重要的经济作物之一，具有较高的药用价值，是典型的药食两用食物[1-2]。近年来，玉米(*Zea mays*)-大豆复合种植模式作为一种高效的生态种植模式在我国西南地区大面积推广，成为缓解国内大豆供需矛盾的生力军[2]。但是，在玉米-大豆复合种植模式下，高位作物玉米的遮蔽，导致间套作大豆冠层光合有效辐射及红光/远红光比值显著降低，改变了大豆冠层光环境[3]。荫蔽条件下，大豆的形态建成和同化物分配发生改变，大豆叶片变薄、变少，叶面积指数降低，叶干重下降，株高增加，重心升高，易导致植株倒伏[4-6]。王一等[7]的研究表明，大豆生育前期遮荫对其主茎形态特征有显著影响，而大豆生育后期遮荫则对大豆底荚高和分支数有显著影响。宋艳霞等[8]的研究发现，套作荫蔽降低了大豆叶片的光合作用、气体交换以及PS II 最大光化学量子产量，使得大豆叶片同化能力下降。复合种植模式下，高位作物遮荫制约着大豆产量的提高，耐荫型大豆品种的选育对促进复合种植大豆生产具有重要意义。基于此，研究者尝试采用不同的方法对大豆耐荫性进行评价、鉴定，以期建立能够简便鉴定大豆种质耐荫性的模型。陈怀珠等[9]以大豆的农艺性状为指标，采用综合耐荫系数法对大豆耐荫性进行了评价，该方法操作简单，但并未考虑各指标对大豆耐荫性的作用差异。武晓玲等[10]采用多元统计方法，综合评价了大豆的耐荫性，克服了单指标评价存在信息重叠的局限性。

根系作为植物吸收营养、水分的主要器官，也是多种激素、氨基酸以及有机酸合成的主要场所，根系的形态、生理以及分布情况显著影响着植株对水分和营养的吸收；强大的根系是维持植株正常生长，抵御外界胁迫的重要保障[11]。研究表明，荫蔽胁迫不仅直接降低了大豆叶片的光合作用，也间接影响着大豆地下部的生长[12]。荫蔽胁迫下，大豆根系将如何响应弱光胁迫，这种响应是否与种质的耐荫性有关，诸多问题尚待解答。已有研究多针对黄色种皮大豆，而目前适合间套作的黑豆专用品种十分匮乏，其耐荫机理也尚不清楚，许多问题还有待深入研究。本研究旨在建立黑豆苗期耐荫性评价数学模型，筛选出能够判断黑豆耐荫性的有效指标，并探讨不同耐荫型黑豆根系对弱光胁迫的响应差异，为耐荫型黑豆种质的选育及耐荫机理的阐释奠定基础。

1 材料与方法

1.1 试验设计

试验于 2016 年在四川农业大学成都校区(30°41′2.84″N，103°51′13.60″E)进行，供试材料于2014—2015 年搜集自四川、云南、重庆、贵州、甘肃等地区，各供试材料的具体来源信息如表 1 所示。试验采用盆栽(12 cm×15 cm)种植，土壤采用营养土(购自香港潘氏科技有限公司)与自然土的混合土壤，混合比例为 1∶2。采用 3 层 2 针的绿色遮阳网模拟荫蔽条件，遮阳网设置在离地面 3.5 m 高处，采用照度计(泰克曼 TM830)测定透光率。处理从大豆播种当天开始，至 V3 期(第 3 丛三出复叶展开)结束，对照组(control)透光率为 100%，处理组(shade)透光率为 48.5%。每个处理设置 3 次重复，每个重复种植 2 盆，每盆 2 株。除光环境外，对照和处理组的其他环境条件和管理措施保持一致，在 V3 期调查相关性状。

表 1　供试黑豆种质资源信息
Table 1　Information of the tested black soybean germplasms

序号 No.	编号 Code	产地 Habitat	序号 No.	编号 Code	产地 Habitat
1	QWT31	云南寻甸 Xundian, Yunnan	13	12WHJ	四川泸州 Luzhou, Sichuan
2	E202	四川南充 Nanchong, Sichuan	14	QWT43	云南巍山 Weishan, Yunnan
3	NH20	四川南充 Nanchong, Sichuan	15	A3	四川都江堰 Dujiangyan, Sichuan
4	E333	四川仁寿 Renshou, Sichuan	16	QWT49	云南鲁甸 Ludian, Yunnan
5	MY10	四川绵阳 Mianyang, Sichuan	17	E1	四川金堂 Jintang, Sichuan
6	E200	四川雅安 Ya'an, Sichuan	18	E202-1	四川南充 Nanchong, Sichuan
7	E21	重庆 Chongqing	19	QWT3	四川大竹 Dazhu, Sichuan
8	E21-2	重庆 Chongqing	20	39	四川自贡 Zigong, Sichuan
9	QWT15	四川青川 Qingchuan, Sichuan	21	QWT10	四川简阳 Jianyang, Sichuan
10	C103	四川南充 Nanchong, Sichuan	22	CQ12	重庆 Chongqing
11	G3-1	甘肃环县 Huanxian, Gansu	23	E314	四川青川 Qingchuan, Sichuan
12	13WHJ	四川雅安 Ya'an, Sichuan			

1.2　测定项目与方法

1.2.1　光合参数的测定

采用便携式光合测定仪 LI-6400 (LI-COR, USA), 使用开放气路于阳光充足的晴天(2016 年 6 月 28—29 日)下午 14:00—16:00, 测定大豆倒数第一簇复叶的净光合速率(P_n)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)等光合参数, 测定方式为每个处理选择长势一致的大豆 3 株进行测定, 每株复叶测定 3 次。

1.2.2　叶绿素荧光参数的测定

采用便携式荧光仪(PAM-2100, Walz, Germany)测定叶绿素荧光参数, 测定时期、时间和部位均与光合参数测定一致。光适应下(8:00—10:00)测定 PSⅡ实际光化学效率(ΦPSⅡ), 在暗适应下(22:00—23:00)测定初始荧光强度(F_o)、最大荧光强度(F_m)以及 PSⅡ最大光化学产量(F_v/F_m)等荧光参数[4-5]。

1.2.3　形态指标的测定

于荫蔽处理结束后, 同时测定各大豆株高、茎粗、下胚轴长度、主茎节数, 每个处理测定 5 株; 收集大豆根系用清水清洗干净后采用 Epson Expression 10000XL 根系扫描仪扫描, 用 WinRhizo 图像分析软件处理, 测定其根长、根表面积和总根体积。根、茎、叶分别于 105 ℃杀青 1 h, 80 ℃烘干至恒重, 测定叶片干重、茎干重、根干重。

1.3　数据处理与分析

采用 Microsoft Excel 2013 进行数据的整理和计算; 采用 SPSS 22.0(SPSS, Chicago, IL, USA)进行主成分分析、相关性分析、逐步回归分析和单因素方差分析; 采用 Multi Experiment Viewer 4.9 进行聚类分析。各单项指标相对值(RVS)(表 2)、隶属函数值[$\mu(X_j)$]、各综合指标权重(W_j)及弱光胁迫下由综合指标评价所得的耐荫性综合评价值(D)的计算如下:

$$\text{RVS} = \text{荫蔽性状值}/\text{对照性状值} \quad (1)$$

$$\mu(X_j) = \frac{X_j - X_{j\min}}{X_{j\max} - X_{j\min}} \quad (j=1,\ 2,\ 3,\ \cdots,\ n) \quad (2)$$

$$w_j = \frac{P_j}{\sum_{i=1}^{n} P_j} \quad (j=1, 2, 3, \cdots, n) \quad (3)$$

$$D = \sum_{i=1}^{n}\left[\mu(X_j) \times w_j\right] \quad (j=1, 2, 3, \cdots, n) \quad (4)$$

式中: X_j 表示第 j 个综合指标值, $X_{j\max}$ 表示第 j 个综合指标的最大值, $X_{j\min}$ 表示第 j 个综合指标的最小值, w_j 表示第 j 个综合指标在所用综合指标中所占的权重, P_j 为各黑豆种质第 j 个综合指标的贡献率。

2　结果与分析

2.1　西南黑豆的耐荫性评价

2.1.1　各单项指标相对值及其变异分析

分别计算 23 个大豆种质的 14 个单项指标的相对值(RVS)。由表 2 可知, 在各单项指标中, 气孔导度和蒸腾速率的变异系数最大, 分别为 47.01%和 42.29%, 其次为初始荧光产量、净光合速率、下胚轴长度、茎干重和叶干重, 变异系数为 27.77%~30.93%, 说明弱光胁迫对气孔导度、蒸腾速率、初始荧光产量、净光合作用、下胚轴长度、茎干重和叶干重的影响较大。各种质在弱光处理下初始荧光产量、PSⅡ最大光化学产量、胞间 CO_2 浓度、下胚轴长度和株高与对照相比总体上有所上升(RVS>1), 气孔导度、蒸腾速率、净光合作用、茎粗、主茎节数、叶干重、茎干重与对照相比均呈现下降趋势(RVS<1), 而各种质的其他性状则表现出种质

表 2 荫蔽处理下黑豆苗期各单项指标的相对值

Table 2 Relative value of single index at seedling stage of different black soybean germplasms under shade stress

种质 Germplasm	ΦPSⅡ	F_o	F_m	F_v/F_m	P_n	G_s	C_i	T_r	PH	SD	HL	SN	LDW	SDW
NH20	0.90±0.02	1.16±0.10	1.04±0.02	0.97±0.02	0.66±0.08	0.56±0.09	1.07±0.05	0.56±0.07	1.41±0.14	0.67±0.04	1.50±0.17	0.81±0.04	0.37±0.13	0.41±0.16
C103	1.03±0.07	1.12±0.00	0.98±0.13	0.88±0.13	0.43±0.03	0.38±0.14	1.23±0.26	0.36±0.08	1.78±0.12	0.58±0.04	2.77±0.41	0.73±0.04	0.19±0.01	0.26±0.06
E21	0.96±0.04	1.34±0.18	1.16±0.16	0.95±0.16	0.57±0.06	0.60±0.17	1.20±0.04	0.66±0.13	1.47±0.15	0.64±0.03	3.84±0.11	0.77±0.11	0.34±0.05	0.37±0.06
G3-1	0.80±0.02	0.81±0.23	0.91±0.12	1.12±0.12	0.43±0.13	0.26±0.15	0.90±0.08	0.30±0.11	1.44±0.28	0.67±0.09	1.63±1.18	0.77±0.06	0.37±0.11	0.53±0.19
QWT15	0.92±0.19	1.34±0.03	1.05±0.03	0.92±0.03	0.41±0.03	0.39±0.09	1.03±0.10	0.32±0.06	1.22±0.04	0.69±0.10	1.73±0.17	0.77±0.01	0.34±0.05	0.26±0.03
E202	0.84±0.04	1.13±0.13	1.02±0.08	0.98±0.08	0.43±0.11	0.47±0.04	1.16±0.08	0.45±0.04	1.38±0.09	0.76±0.06	1.57±0.06	0.83±0.06	0.49±0.20	0.54±0.18
E21-2	0.98±0.03	1.59±0.52	0.99±0.04	0.86±0.04	0.74±0.03	0.35±0.06	0.79±0.09	0.41±0.03	1.35±0.40	0.77±0.04	1.69±0.33	0.87±0.10	0.42±0.04	0.40±0.08
13WHJ	0.95±0.03	1.44±0.08	1.15±0.04	0.94±0.04	0.44±0.04	0.27±0.07	1.09±0.10	0.29±0.05	1.23±0.14	0.64±0.04	2.67±0.24	0.75±0.06	0.18±0.04	0.23±0.05
12WHJ	0.92±0.04	1.10±0.08	1.13±0.00	1.02±0.00	0.56±0.09	0.57±0.05	1.30±0.11	0.49±0.06	0.95±0.06	0.68±0.04	2.01±0.25	0.72±0.00	0.23±0.03	0.27±0.03
QWT43	0.77±0.12	0.68±0.11	1.35±0.07	1.53±0.07	0.73±0.04	0.53±0.02	0.95±0.03	0.51±0.01	1.65±1.58	0.61±0.09	1.32±0.29	0.74±0.12	0.33±0.08	0.40±0.10
A3	0.80±0.13	0.73±0.18	1.04±0.03	1.26±0.03	0.31±0.03	0.24±0.04	1.02±0.05	0.21±0.03	1.03±0.18	0.67±0.08	1.60±0.14	0.75±0.05	0.21±0.06	0.26±0.03
QWT49	0.90±0.05	0.62±0.13	1.05±0.09	1.34±0.09	0.46±0.07	0.49±0.04	1.28±0.03	0.41±0.03	1.53±0.21	0.80±0.13	1.52±0.10	0.97±0.11	0.51±0.08	0.53±0.13
E1	0.87±0.06	0.96±0.10	1.02±0.03	1.06±0.03	0.21±0.01	0.18±0.03	1.07±0.06	0.17±0.01	1.31±0.25	0.85±0.07	1.53±0.15	0.78±0.05	0.30±0.04	0.38±0.07
E202-1	0.90±0.12	0.64±0.05	1.14±0.06	1.35±0.06	0.60±0.01	0.67±0.14	1.29±0.19	0.54±0.06	1.54±0.12	0.71±0.07	1.45±0.09	0.97±0.07	0.38±0.09	0.40±0.14
QWT3	1.06±0.30	0.91±0.33	1.04±0.06	1.20±0.06	0.47±0.06	0.50±0.25	1.16±0.18	0.63±0.23	1.92±0.41	0.95±0.08	1.87±0.19	0.89±0.12	0.24±0.06	0.34±0.06
E200	1.07±0.04	1.09±0.18	0.97±0.06	0.92±0.06	0.50±0.01	1.14±0.56	1.40±0.19	1.00±0.33	1.12±0.17	0.66±0.04	1.71±0.10	0.86±0.04	0.29±0.10	0.32±0.10
CQ12	1.02±0.08	1.10±0.06	0.99±0.06	0.93±0.06	0.56±0.43	0.40±0.54	1.05±0.36	0.49±0.49	2.05±0.31	0.89±0.11	1.61±0.36	0.97±0.11	0.56±0.13	0.69±0.13
QWT31	0.92±0.01	0.76±0.06	1.14±0.16	1.36±0.16	0.36±0.07	0.43±0.21	1.27±0.13	0.43±0.13	1.72±0.46	0.68±0.09	1.94±0.12	0.81±0.14	0.31±0.12	0.33±0.02
39	1.10±0.03	1.13±0.16	1.02±0.03	0.93±0.03	0.35±0.03	0.35±0.10	0.97±0.21	0.46±0.10	1.53±0.14	0.76±0.05	1.63±0.29	0.94±0.05	0.36±0.01	0.41±0.05
QWT10	1.08±0.06	0.63±0.09	1.21±0.11	1.42±0.11	0.38±0.06	0.29±0.03	0.96±0.05	0.25±0.01	1.22±0.07	0.68±0.06	1.72±0.13	0.79±0.04	0.37±0.07	0.42±0.05
MY10	1.22±0.12	0.85±0.03	1.09±0.07	1.17±0.07	0.34±0.06	0.17±0.10	0.70±0.23	0.20±0.08	1.23±0.01	0.71±0.03	1.81±0.35	0.81±0.04	0.29±0.04	0.33±0.04
E314	1.37±0.09	0.60±0.24	0.89±0.17	0.41±0.17	0.45±0.01	0.36±0.06	1.04±0.19	0.34±0.04	1.26±0.11	0.79±0.05	1.55±0.19	0.78±0.00	0.31±0.11	0.42±0.04
E333	1.40±0.15	1.12±0.19	1.09±0.00	1.00±0.00	0.43±0.06	0.72±0.12	1.44±0.01	0.59±0.07	1.15±0.12	0.82±0.03	1.55±0.07	0.88±0.04	0.41±0.05	0.46±0.02
平均值 Mean	0.99	0.96	1.06	1.07	0.47	0.45	1.10	0.44	1.41	0.73	1.84	0.82	0.34	0.39
标准差 STDEV	0.16	0.30	0.10	0.24	0.13	0.21	0.18	0.19	0.28	0.09	0.56	0.08	0.10	0.11
变异系数 CV (%)	16.60	30.93	9.43	22.73	27.77	47.01	16.73	42.29	19.60	12.86	30.36	9.78	28.75	28.09

所有数据均由平均值±标准误(SE)表示; PH: 株高; SD: 茎粗; HL: 下胚轴长; SN: 主茎节数; LDW: 叶干重; SDW: 茎干重; ΦPSⅡ: PSⅡ有效光化学产量; F_v/F_m: 最大光化学产量; F_m: 暗下最大荧光产量; F_o: 初始荧光产量; P_n: 净光合速率; G_s: 气孔导度; C_i: 胞间 CO_2 浓度; T_r: 蒸腾速率。单项指标相对值(RVS)=荫蔽性状值/对照性状值。The data are mean ± SE; PH: plant height; SD: stem diameter; HL: hypocotyl length; SN: stem number; LDW: leaf dry weight; SDW: stem dry weight; ΦPSⅡ: effective quantum yield of PSⅡ photochemistry. F_v/F_m: maximum quantum yield of PSⅡ photochemistry; F_m: maximum fluorescence yield; F_o: initial fluorescence yield; P_n: photosynthetic rate; G_s: stomatal conductance; C_i: Intercellular CO_2 concentration; T_r: Transpiration rate. Relative value of single index RVS = shade / control.

差异。由于同一种质不同指标以及同一指标不同种质的 RVS 均有较大的变异幅度，因此，仅以单一指标的 RVS 来判断不同黑豆种质的耐荫性显然是不够的，且多指标之间所反映的信息可能会有重叠，为弥补单项指标耐荫性评价的缺陷，需引入多元统计对其进行综合评价分析。

2.1.2　主成分与隶属函数分析

以黑豆的 14 个单项指标为基础进行主成分分析，依据特征值>1 的原则，共提取得到 5 个主成分，并将 14 个单项指标转换为 5 个综合指标(X_1~X_5)，各主成分的特征向量及贡献率如下表 3 所示。前 5 个主成分解释了总变异方差的 79.53%，代表了原始数据的大部分信息；其中，第 1 主成分解释了总变异方差的 25.48%，代表了 3.57 个原始指标，包括茎粗、主茎节数、叶干重和茎干重等指标，主要反映黑豆地上部干物质积累特征；第 2 主成分解释了总变异方差的 20.05%，代表了 2.81 个原始指标，包括气孔导度、胞间 CO_2 浓度和蒸腾速率等指标，主要反映黑豆的光合作用特征；第 3 主成分解释了总变异方差的15.91%，代表了2.23个原始指标，包括PSⅡ实际光化学产量、暗下最大荧光产量、最大光化学产量等指标，主要反映黑豆光能利用能力的特征；第 4 主成分解释了总变异方差的 10.71%，代表了 1.5 个原始指标，包括初始荧光产量和净光合速率两个指标，主要反映黑豆光能转化能力的特征；第 5 主成分解释了总变异方差的 7.38%，代表了 1.03 个原始指标，起主要贡献的是株高和下胚轴长度，反映黑豆形态特性。

按照公式(2)对综合指标进行隶属函数分析，获得隶属函数值(表 4)，对于单一的综合指标，如 X_1，以 CQ12 的隶属函数值最大为 1.00，而 13WHJ 最小为 0.00；由于第 1 主成分主要反映黑豆地上部生长情况，因此，在该综合指标下，CQ12 的地上部干物质积累最大，而 13WHJ 积累最少；同样地，对于综合指标 X_2，其主要反映黑豆的光合作用特征，其中以 E200 的光合作用能力最强，E1 的光合作用能力最差，而黑豆的光能利用能力以 QWT43 和 E21-2 最强，E314 最差。

2.1.3　耐荫性综合评价

按照公式(3)和(4)分别计算权重和耐荫性评价综合值 D(表 4)。根据耐荫性综合评价值对 23 份种质的耐荫能力进行排序，其中以 CQ12 的耐荫能力最强，A3 的耐荫能力最弱。采用欧式距离法对 23 个种质的耐荫性综合评价值进行聚类分析(图 1)。结果表明，当距离为 0.13 时，23 个种质可分为 3 大类，其中，第 1 类包括 A3、E1、MY10、和 E314 等黑豆种质，其综合表现较差，为荫蔽敏感型黑豆；第 2 类包括 12-WHJ、QWT10、13WHJ、G3-1、C103 和 39 等黑豆种质，其综合表现适中，为中度耐荫型黑豆；而 E21、QWT49、QWT43、QWT3、E202-1、CQ12、NH20、E200 和 E333 被分在第 3 类，其综合表现较优，为耐荫型黑豆。

表 3　黑豆苗期各综合指标的主成分贡献率

Table 3　Principle contribution rates of comprehensive indexes of black soybean seedlings

指标 Index	特征向量 Eigenvector				
	CI_1	CI_2	CI_3	CI_4	CI_5
ΦPSⅡ	0.20	0.05	−0.64	−0.31	0.05
F_o	−0.14	0.39	−0.38	0.63	−0.02
F_m	−0.27	0.22	0.74	0.00	0.07
F_v/F_m	−0.03	−0.12	0.91	−0.24	0.14
P_n	0.27	0.49	0.30	0.52	−0.35
G_s	0.36	0.87	0.05	−0.26	−0.16
C_i	0.22	0.68	−0.02	−0.46	0.26
T_r	0.43	0.85	0.01	−0.07	−0.02
PH	0.48	−0.08	0.25	0.35	0.64
SD	0.67	−0.33	−0.29	−0.13	0.22
HL	−0.45	0.43	−0.18	0.38	0.52
SN	0.87	−0.02	0.02	−0.06	0.14
LDW	0.82	−0.18	0.13	0.26	−0.20
SDW	0.83	−0.30	0.09	0.20	−0.08
特征值 Eigenvalue	3.57	2.81	2.23	1.50	1.03
贡献率 Variance contribution rate (%)	25.48	20.05	15.91	10.71	7.38
累计贡献率 Accumulated contribution rate (%)	25.48	45.53	61.43	72.15	79.53

PH: 株高; SD: 茎粗; HL: 下胚轴长; SN: 主茎节数; LDW: 叶干重; SDW: 茎干重; ΦPSⅡ: PSⅡ有效光化学产量; F_v/F_m: 最大光化学产量; F_m: 暗下最大荧光产量; F_o: 初始荧光产量; P_n: 净光合速率; G_s: 气孔导度; C_i: 胞间 CO_2 浓度; T_r: 蒸腾速率。The data are mean ± SE; PH: plant height; SD: stem diameter; HL: hypocotyl length; SN: stem number; LDW: leaf dry weight; SDW: stem dry weight; ΦPSⅡ: effective quantum yield of PSⅡ photochemistry. F_v/F_m: maximum quantum yield of PSⅡ photochemistry; F_m: maximum fluorescence yield; F_o: initial fluorescence yield; P_n: photosynthetic rate; G_s: stomatal conductance; C_i: intercellular CO_2 concentration; T_r: transpiration rate.

表 4　各黑豆种质苗期耐荫性综合评价

Table 4　Shade tolerance comprehensive evaluation of different black soybean germplasms at seedling stage

种质 Germplasm	X_1	X_2	X_3	X_4	X_5	$\mu(X_1)$	$\mu(X_2)$	$\mu(X_3)$	$\mu(X_4)$	$\mu(X_5)$	D	综合评价 Comprehensive assessment
NH20	0.23	0.61	0.15	0.92	−1.27	0.47	0.52	0.46	0.64	0.06	0.47	耐荫型 Shade tolerant
C103	−1.25	0.57	−0.74	0.57	1.73	0.12	0.51	0.29	0.54	0.89	0.38	中度耐荫型 Moderately shade tolerant
E21	−0.62	1.78	−0.09	1.61	1.38	0.27	0.81	0.42	0.82	0.79	0.56	耐荫型 Shade tolerant
G3-1	−0.02	−1.27	0.25	0.36	−0.62	0.41	0.05	0.48	0.48	0.24	0.33	中度耐荫型 Moderately shade tolerant
QWT15	−0.80	−0.10	−0.52	0.47	−0.64	0.22	0.34	0.33	0.51	0.24	0.32	中度耐荫型 Moderately shade tolerant
E202	0.78	−0.25	−0.03	0.50	−0.59	0.61	0.30	0.43	0.52	0.25	0.45	耐荫型 Shade tolerant
E21-2	0.42	−0.15	−0.63	2.25	−1.50	0.52	0.33	0.31	1.00	0.00	0.45	耐荫型 Shade tolerant
13WHJ	−1.73	0.36	−0.41	0.79	0.60	0.00	0.46	0.35	0.60	0.58	0.32	中度耐荫型 Moderately shade tolerant
12WHJ	−1.06	1.09	0.02	−0.46	−0.92	0.16	0.64	0.44	0.26	0.16	0.35	中度耐荫型 Moderately shade tolerant
QWT43	−0.34	0.34	2.90	0.50	−0.88	0.34	0.45	1.00	0.52	0.17	0.51	耐荫型 Shade tolerant
A3	−1.43	−0.95	0.38	−1.06	−0.45	0.07	0.13	0.51	0.10	0.29	0.20	敏感型 Susceptible
QWT49	1.50	−0.46	0.92	−0.66	0.34	0.78	0.25	0.61	0.20	0.50	0.51	耐荫型 Shade tolerant
E1	−0.45	−1.46	−0.45	−0.60	0.57	0.31	0.00	0.35	0.22	0.57	0.25	敏感型 Shade susceptible
E202-1	0.93	0.61	1.39	−0.74	0.00	0.65	0.52	0.71	0.18	0.41	0.54	耐荫型 Shade tolerant
QWT3	0.79	0.14	−0.08	−0.61	2.14	0.61	0.40	0.42	0.22	1.00	0.50	耐荫型 Shade tolerant
E200	0.50	2.54	−0.71	−1.41	−1.07	0.54	1.00	0.29	0.00	0.12	0.50	耐荫型 Shade tolerant
CQ12	2.39	−0.67	−0.20	1.55	0.81	1.00	0.20	0.39	0.81	0.63	0.62	耐荫型 Shade tolerant
QWT31	−0.29	0.06	0.99	−0.72	1.47	0.35	0.38	0.63	0.19	0.82	0.44	耐荫型 Shade tolerant
39	0.53	−0.54	−0.70	0.08	0.41	0.55	0.23	0.30	0.41	0.52	0.40	中度耐荫型 Moderately shade tolerant
QWT10	−0.47	−0.95	1.04	−0.72	−0.27	0.31	0.13	0.64	0.19	0.34	0.31	中度耐荫型 Moderately shade tolerant
MY10	−0.83	−1.40	−0.32	−0.21	−0.19	0.22	0.02	0.37	0.33	0.36	0.23	敏感型 Shade susceptible
E314	0.19	−0.75	−2.22	−0.87	−0.78	0.47	0.18	0.00	0.15	0.20	0.23	敏感型 Shade susceptible
E333	1.04	0.85	−0.94	−1.53	−0.28	0.67	0.58	0.25	−0.03	0.33	0.44	耐荫型 Shade tolerant
权重 Index weight						0.32	0.25	0.20	0.13	0.09		

X_1~X_5: 经主成分转化所得的 5 个彼此独立的综合指标; $\mu(X_1)$~$\mu(X_5)$: 各综合指标的隶属函数值; D: 耐荫性综合评价值。 X_1–X_5: five independent comprehensive indexes transformed by principal components; $\mu(X_1)$–$\mu(X_5)$: subordinate function values of the five independent comprehensive indexes; D: the shadow resistance value.

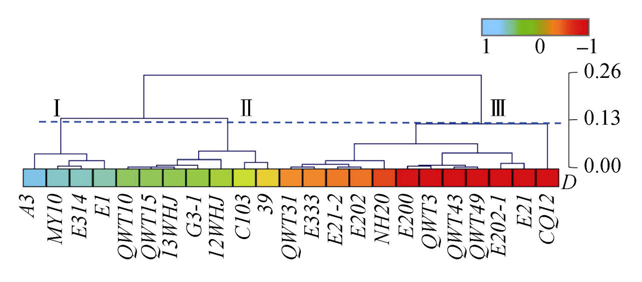


图 1　23 个供试黑豆种质苗期耐荫性综合评价值的聚类分析

Fig. 1　Clustering analysis on shade tolerance comprehensive evaluation value of 23 black soybean germplasms at seedling stage

Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ类分别代表荫蔽敏感型种质，中度耐荫型种质和强耐荫型种质。Group Ⅰ, Ⅱ and Ⅲ represent shade sensitive germplasms, moderate shade tolerant germplasms and shade tolerant germplasms, respectively.

2.1.4　回归模型的建立及鉴定指标筛选

为分析各单项指标与耐荫性之间的关系，筛选出耐荫性鉴定的关键指标，并获得用于耐荫性评价的可靠模型，以 14 个单项指标为自变量，*D* 值为因变量进行回归分析。直接回归分析，指标间可能会存在共线性而给回归系数带来不合理的解释[13]，如气孔导度会通过改变蒸腾速率来影响植物的光合作用，从而影响大豆的耐荫能力。因此，采用逐步回归法，力求去除不显著的指标，获得最优模型 $D=-0.499+0.366T_r+0.180PH+0.429LDW+0.273F_m+0.053F_o$ ($R^2=0.949$; $F=63.141$; $P=0.000$) (T_r：蒸腾速率；PH：株高；LDW：叶干重；F_m：暗下最大荧光产量；F_o：初始荧光产量)。

2.2　不同耐荫型大豆根系对弱光胁迫的响应

2.2.1　弱光胁迫下根系特征与黑豆耐荫性之间的相关性

对根系指标和耐荫性鉴定指标进行相关性分析(表 5)，结果表明，根表面积与总根长呈极显著的正相关(P<0.01)，总根体积与总根长和根表面积呈显著正相关(P<0.05)，而蒸腾速率与总根长和根表面积呈极显著正相关(P<0.01)。这表明，弱光胁迫下黑豆根系结构与其耐荫性存在关联，且地上部分各耐荫性评价指标中，以蒸腾速率与根系的关联性最大。

表 5　弱光胁迫下根系特征与黑豆耐荫性之间的相关性

Table 5　Correlation of root characters and shade tolerance of black soybean germplasms under shade stress

指标 Index	TL	SA	TRV	RDW	F_m	F_o	T_r	PH	LDW
TL	1.00								
SA	0.95**	1.00							
TRV	0.68*	0.72*	1.00						
RDW	0.54	0.29	0.31	1.00					
F_m	0.30	0.04	0.16	0.60	1.00				
F_o	−0.41	−0.35	−0.16	−0.08	−0.48	1.00			
T_r	0.80**	0.83**	0.64	0.15	0.16	−0.21	1.00		
PH	−0.42	−0.40	−0.20	0.10	−0.50	0.64	−0.62	1.00	
LDW	−0.41	−0.37	−0.44	−0.39	−0.02	−0.34	−0.59	−0.07	1.00

TL：总根长度；SA：根表面积；TRV：总根体积；RDW：根干重；F_m：暗下最大荧光产量；F_o：初始荧光产量；PH：株高；LDW：叶干重。*和**分别表示在 0.05 和 0.01 水平(双侧)上显著相关。TL: total root length; SA: root superficial area; TRV: total root volume; RDW: root dry weight. F_m: maximum fluorescence yield; F_o: initial fluorescence yield; PH: plant height; LDW: leaf dry weight. * and ** indicate significant differences at $P < 0.05$ and $P < 0.01$ levels, respectively.

2.2.2　弱光胁迫对不同耐荫型黑豆根系形态特征的影响

从根系表型上看，弱光胁迫明显抑制了黑豆主根和侧根的生长，降低了根系分支数；与对照相比，荫蔽条件下黑豆侧根系变粗，并且对耐荫性不同的黑豆而言，弱光胁迫对荫蔽敏感型黑豆种质的影响大于耐荫黑豆(图 2)。

弱光胁迫下，苗期黑豆根系的总根长、根表面积、总根体积以及根干重均呈极显著下降(P<0.01)，且耐荫性不同的种质间存在显著差异(图 3)。在弱光胁迫下，耐荫型种质、中度耐荫型种质和敏感型种质的根系长度分别下降 58.30%、65.83%和 71.73%(图 3a)，根系表面积分别下降 32.55%、37.89%和 51.87%(图 3b)，根系体积分别下降 71.66%、72.88%和 75.25%(图 3c)，根系干重分别下降 86.64%、88.59%和 89.68%(图 3d)。这表明，弱光胁迫严重抑制了黑豆根系的伸长，并影响了黑豆苗期根系干物质的积累，减少了根系与土壤的接触面积，降低了根系吸收营养的能力；耐荫性越强的黑豆，其根系受到弱光胁迫的影响越小。

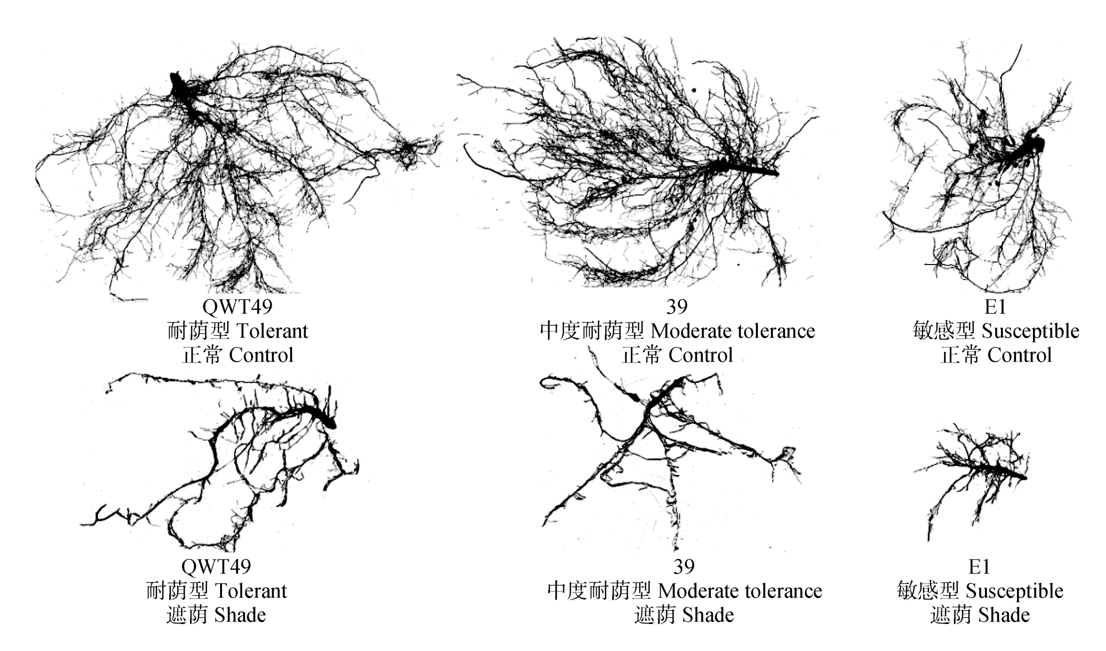


图 2 荫蔽对不同耐荫型黑豆种质苗期根系的影响

Fig. 2 Effect of shading on seedling roots of black soybean germplasms of different types of shade tolerance

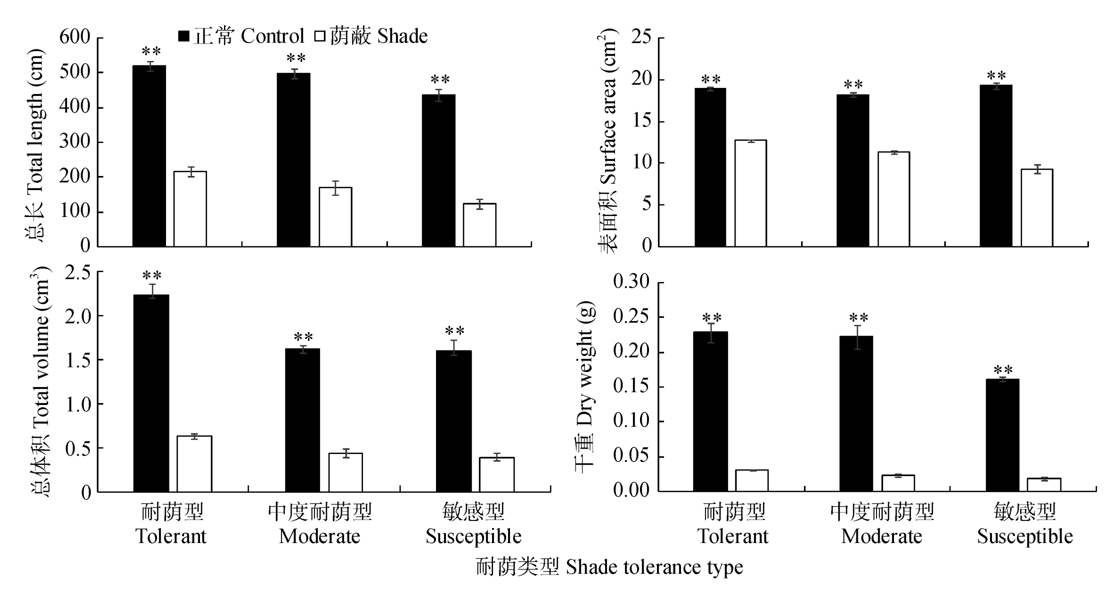


图 3 不同耐荫型黑豆苗期根系特征对弱光胁迫的响应

Fig. 3 Responses of root characteristics to shade stress at seedling stage of black soybean germplasms of different types of shade tolerance

**表示在 0.01 水平差异显著; ** indicates significant difference at the 0.01 level.

3 讨论

3.1 黑豆耐荫性评价与鉴定指标筛选

近年来，西南玉米-大豆复合种植模式发展迅速，耐荫型大豆种质的选育有利于进一步提高间套作大豆的产量。而以单项指标为基础，进行耐荫性评价，可能因各指标间的相关性而无法对其耐荫性进行客观真实的评价[14-15]。黄其椿[16]和陈怀珠等[9]采用

$$综合耐荫系数\frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n}\left(1-\frac{|耐荫性状值-对照性状值|}{对照性状值}\right)$$

对大豆耐荫性进行评价，该方法虽操作简便，但并未考虑各指标对大豆耐荫性的作用差异。为弥补上述缺陷，李春红等[17]和武晓玲等[10]引入了模糊数学方法，将多个单项指标转化为单一、独立的少数几个指标，再采用隶属函数分析方法对大豆的耐荫性进行综合评价，找到了具有不同耐荫性的大豆品系，其评价方法简便准确，为本试验耐荫性评价方法的建立提供了参考。

本试验选择测量简便，且能直观反映大豆生长状况的 14 个指标，采用多元统计分析方法对黑豆苗

期耐荫性进行综合评价，将 23 个黑豆种质的 14 个指标转化为 5 个相对独立的指标，通过隶属函数获得耐荫性评价综合值；并进一步利用逐步回归方法建立数学模型，筛选出 5 个与耐荫性显著相关的鉴定指标：蒸腾速率、暗下最大荧光、初始荧光产量、叶干重和株高。光照是植物生长所必不可少的环境因子，大量研究表明，荫蔽导致植物光合速率、气孔导度和蒸腾速率降低[18-20]。本试验中，蒸腾速率被筛选出来而非净光合速率，其可能的原因是，弱光胁迫降低了大豆根系数量，直接影响了根系对水分的吸收，进而影响了叶片气孔的张合，而蒸腾速率对气孔导度的响应速度比光合对气孔导度的响应速度更加灵敏[21-22]。其余 4 个指标中，暗下最大荧光和初始荧光产量影响了植物对光能的吸收和传递[23-24]，而叶片是光照的直接感受部位，叶片干重的大小反映了荫蔽条件下大豆叶片同化能力的强弱，这些指标对弱光胁迫十分敏感。

3.2　不同耐荫型黑豆根系对弱光胁迫的响应

荫蔽条件下，黑豆根系形态结构发生了明显变化，根系生长受抑，这可能与弱光影响植物内源激素以及同化物分配有关。一方面，荫蔽条件下，植物根系合成的生长素下降而细胞分裂素增加[25-26]，且合成的生长素多数向茎部转移[27]，导致根系变短，侧根分化增加。另一方面，弱光胁迫下，黑豆叶片所截获的光合有效辐射降低，致使黑豆光合作用减弱，地上部分合成的干物质量减少；为获得更多光能，更多干物质向茎部分配，而向根部分配减少；根系的伸长受到抑制，从而也减少了根系表面积和根系总体积，导致根系主动吸收能力下降[12]。许多研究都证实，弱光胁迫会抑制植物根系的生长[11-12,21]。本试验发现，不同耐荫型大豆对弱光胁迫的响应差异明显；其中，耐荫大豆种质的总根长、根表面积、总根体积和茎干重的下降比率均低于荫蔽敏感型黑豆；且耐荫型黑豆在荫蔽条件下，其根系更粗壮，侧根数量更多。这可能是因为逆境胁迫下植株为适应胁迫环境，往往会增加根系粗度以增大根系表面积，从而确保能够吸收足够的水分和养分[28]。

4　结论

本研究通过多元统计分析将 23 个黑豆种质划分为耐荫型、中度耐荫型和荫蔽敏感型 3 类，并采用逐步回归分析建立了黑豆苗期耐荫性评价的数学模型；筛选出蒸腾速率、株高、叶干重、最大荧光强度和初始荧光强度等 5 个鉴定指标。在相同试验条件下，测定上述鉴定指标可对黑豆苗期耐荫性进行综合评价。本研究进一步证实，荫蔽导致黑豆根系生长受抑，根长缩短，根表面积和根系体积缩小，而不同耐荫型黑豆的响应情况存在较大差异；耐荫潜力大的黑豆种质，其根系往往更为发达，并且受到弱光胁迫的影响低于荫蔽敏感型黑豆。

参考文献　References

[1] Anand S C, Gallo K M, Baker I A, et al. Soybean plant introductions with resistance to races 4 or 5 of soybean cyst nematode[J]. Crop Science, 1988, 28(3): 563–564

[2] 杨文钰. 发展玉米套种大豆确保旱年减灾增收[J]. 大豆科技, 2010, (3): 63–64
Yang W Y. Develop corn and inter-planted planting with soybean to insure income increase in the year of drought[J]. Soybean Bulletin, 2010, (3): 63–64

[3] Yang F, Huang S, Gao R C, et al. Growth of soybean seedlings in relay strip intercropping systems in relation to light quantity and red: Far-red ratio[J]. Field Crops Research, 2014, 155: 245–253

[4] 任梦露, 刘卫国, 刘婷, 等. 荫蔽胁迫下大豆茎秆形态建成的转录组分析[J]. 作物学报, 2016, 42(9): 1319–1331
Ren M L, Liu W G, Liu T, et al. Transcriptome analysis of stem morphogenesis under shade stress in soybean[J]. Acta Agronomica Sinica, 2016, 42(9): 1319–1331

[5] 王竹, 杨文钰, 伍晓燕, 等. 玉米株型和幅宽对套作大豆初花期形态建成及产量的影响[J]. 应用生态学报, 2008, 19(2): 323–329
Wang Z, Yang W Y, Wu X Y, et al. Effects of maize plant type and planting width on the early morphological characters and yield of relayplanted soybean[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2008, 19(2): 323–329

[6] 于晓波, 张明荣, 吴海英, 等. 净套作下不同耐荫性大豆品种农艺性状及产量分布的研究[J]. 大豆科学, 2012, 31(5): 757–761
Yu X B, Zhang M R, Wu H Y, et al. Agronomic characters and yield distribution of different shade tolerance soybean under monoculture and relay strip intercropping systems[J]. Soybean Science, 2012, 31(5): 757–761

[7] 王一, 杨文钰, 张霞, 等. 不同生育时期遮阴对大豆形态性状和产量的影响[J]. 作物学报, 2013, 39(10): 1871–1879
Wang Y, Yang W Y, Zhang X, et al. Effects of shading at different growth stages on different traits and yield of soybean[J]. Acta Agronomica Sinica, 2013, 39(10): 1871–1879

[8] 宋艳霞, 杨文钰, 李卓玺, 等. 不同大豆品种幼苗叶片光合及叶绿素荧光特性对套作遮荫的响应[J]. 中国油料作物学报, 2009, 31(4): 474–479
Song Y X, Yang W Y, Li Z X, et al. The effects of shading on photosynthetic and fluorescent characteristics of soybean seedlings under maize-soybean relay cropping[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2009, 31(4): 474–479

[9] 陈怀珠, 孙祖东, 杨守臻, 等. 荫蔽对大豆主要性状的影响及大豆耐荫性鉴定方法研究初报[J]. 中国油料作物学报, 2003, 25(4): 78–82
Chen H Z, Sun Z D, Yang S Z, et al. Effect of shading on major charaters of soybean and preliminary study on the identification method of soybean shade endurance[J]. Chinese

Journal of Oil Crop Sciences, 2003, 25(4): 78–82
[10] 武晓玲, 梁海媛, 杨峰, 等. 大豆苗期耐荫性综合评价及其鉴定指标的筛选[J]. 中国农业科学, 2015, 48(13): 2497–2507
Wu X L, Liang H Y, Yang F, et al. Comprehensive evaluation and screening identification indexes of shade tolerance at seedling in soybean[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2015, 48(13): 2497–2507
[11] 任永哲, 徐艳花, 丁锦平, 等. 非生物因素调控植物根系发育可塑性的研究进展[J]. 中国农学通报, 2011, 27(9): 34–38
Ren Y Z, Xu Y H, Ding J P, et al. Regulation of abiotic factors on the plasticity of plant root development[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2011, 27(9): 34–38
[12] 于晓波, 罗玲, 曾宪堂, 等. 套作弱光胁迫对大豆苗期根系形态和生理活性的影响[J]. 中国油料作物学报, 2015, 37(2): 185–193
Yu X B, Luo L, Zeng X T, et al. Response of roots morphology and physiology to shading in maize-soybean relay strip intercropping system[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2015, 37(2): 185–193
[13] 王冬, 赵铭钦, 张学杰, 等. 烤烟物理特性与化学成分的相关及逐步回归分析[J]. 中国农业大学学报, 2010, 15(6): 52–58
Wang D, Zhao M Q, Zhang X J, et al. Correlation and stepwise regression analysis between physical properties and chemical composition of clue-cured tobacco[J]. Journal of China Agricultural University, 2010, 15(6): 52–58
[14] 戴海芳, 武辉, 阿曼古丽·买买提阿力, 等. 不同基因型棉花苗期耐盐性分析及其鉴定指标筛选[J]. 中国农业科学, 2014, 47(7): 1290–1300
Dai H F, Wu H, Maimaitiali A, et al. Analysis of salt-tolerance and determination of salt-tolerant evaluation indicators in cotton seedlings of different genotypes[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2014, 47(7): 1290–1300
[15] 武辉, 侯丽丽, 周艳飞, 等. 不同棉花基因型幼苗耐寒性分析及其鉴定指标筛选[J]. 中国农业科学, 2012, 45(9): 1703–1713
Wu H, Hou L L, Zhou Y F, et al. Analysis of chilling-tolerance and determination of chilling-tolerance evaluation indicators in cotton of different genotypes[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2012, 45(9): 1703–1713
[16] 黄其椿, 李初英, 赵洪涛, 等. 菜用大豆种质资源遮光胁迫下的耐阴性研究[J]. 西南农业学报, 2012, 25(6): 2212–2217
Huang Q C, Li C Y, Zhao H T, et al. Research of shade-tolerant on vegetable soybean germplasm resources under shading stress[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2012, 25(6): 2212–2217
[17] 李春红, 姚兴东, 鞠宝韬, 等. 不同基因型大豆耐荫性分析及其鉴定指标的筛选[J]. 中国农业科学, 2014, 47(15): 2927–2939
Li C H, Yao X D, Ju B T, et al. Analysis of shade-tolerance and determination of shade-tolerance evaluation indicators in different soybean genotypes[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2014, 47(15): 2927–2939
[18] 于晓波, 梁建秋, 何泽民, 等. 玉米-大豆带状套作对大豆叶片形态及光合特性的影响[J]. 中国油料作物学报, 2016, 38(4): 452–459
Yu X B, Liang J Q, He Z M, et al. Response of leaf morphology and photosynthetic characteristics of soybean in maize-soybean relay strip intercropping system[J] Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2016, 38(4): 452–459
[19] 刘婷, 刘卫国, 任梦露, 等. 遮荫程度对不同耐荫性大豆品种光合及抗倒程度的影响[J]. 中国农业科学, 2016, 49(8): 1466–1475
Liu T, Liu W G, Ren M L, et al. Effects of shade degrees on photosynthesis and lodging resistance degree of different shade tolerance soybean[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2016, 49(8): 1466–1475
[20] 范元芳, 杨峰, 何知舟, 等. 套作大豆形态、光合特征对玉米荫蔽及光照恢复的响应[J]. 中国生态农业学报, 2016, 24(5): 608–617
Fan Y F, Yang F, He Z Z, et al. Effects of shading and light recovery on soybean morphology and photosynthetic characteristics in soybean-maize intercropping system[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2016, 24(5): 608–617
[21] 王丽, 邓飞, 郑军, 等. 水稻根系生长对弱光胁迫的响应[J]. 浙江大学学报: 农业与生命科学版, 2012, 38(6): 700–708
Wang L, Deng F, Zheng J, et al. Response of root system growth to low-light stress in indica rice[J]. Journal of Zhejiang University: Agriculture & Life Sciences, 2012, 38(6): 700–708
[22] 战吉宬, 黄卫东, 王秀芹, 等. 弱光下生长的葡萄叶片蒸腾速率和气孔结构的变化[J]. 植物生态学报, 2005, 29(1): 26–31
Zhan J C, Huang W D, Wang X Q, et al. Leaf transpiration and stomatal structure of young grape plants grown in a low light environment[J]. Acta Phytoecologica Sinica, 2005, 29(1): 26–31
[23] 任梦露, 刘卫国, 刘小明, 等. 荫蔽信号对大豆幼苗生长和光合特性的影响[J]. 中国生态农业学报, 2016, 24(4): 499–505
Ren M L, Liu W G, Liu X M, et al. Effect of shading signal on growth and photosynthetic characteristics of soybean seedlings[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2016, 24(4): 499–505
[24] Krause G H, Weis E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1991, 42: 313–349
[25] Laskowski M, Biller S, Stanley K, et al. Expression profiling of auxin-treated *Arabidopsis* roots: Toward a molecular analysis of lateral root emergence[J]. Plant & Cell Physiology, 2006, 47(6): 788–792
[26] Casimiro I, Marchant A, Bhalerao R P, et al. Auxin transport promotes Arabidopsis lateral root initiation[J]. The Plant Cell, 2001, 13(4): 843–852
[27] 罗玲, 于晓波, 万燕, 等. 套作大豆苗期倒伏与茎秆内源赤霉素代谢的关系[J]. 中国农业科学, 2015, 48(13): 2528–2537
Luo L, Yu X B, Wan Y, et al. The relationship between lodging and stem endogenous gibberellins metabolism pathway of relay intercropping soybean at seedling stage[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2015, 48(13): 2528–2537
[28] 吴俊江, 钟鹏, 刘丽君, 等. 不同大豆基因型耐低磷能力的评价[J]. 大豆科学, 2008, 27(6): 983–987
Wu J J, Zhong P, Liu L J, et al. Evaluation on the low phosphorous tolerance of different soybean genotypes[J]. Soybean Science, 2008, 27(6): 983–987